aufzunehmen versucht. Er nähert sich dem letzteren auf allen Vieren, erhebt sich vor ihm auf Füsse und Schwanz, greift ihn mit Armstossen und Schlagen mit den Füssen an, wobei der Körper ganz vom Schwanz gestützt wird. Anfänglich erhebt sich der Angegriffene meist auch und weicht in dieser Haltung zurück; früher oder später wendet er sich ab und hüpft eine kleine Strecke weg. Das beendet die Auseinandersetzung, und der dominante Bock kehrt zum Weibchen zurück. Der inferiore dagegen hält sich oft für die ganze Dauer der Brunft abseits vom Paar.

Es lässt sich denken, dass im Freileben bei einem brünftigen Weibchen sich Böcke einfinden, die sich nicht kennen bezw. nicht in geklärter Rangbeziehung stehen. Eine derartige, künstlich geschaffene Situation wurde am 25.8.70 im Zürcher Zoo beobachtet.

Mit der eingesessenen Gruppe von 8 adulten Tieren, 3 Männchen und 5 Weibchen, wurden zwei noch unausgewachsene Tiere, ein Bock und ein Weibchen, vereinigt. Eines der adulten Weibchen war brünftig und wurde vom dominanten Bock überwacht; die beiden andern adulten Böcke hielten Distanz vom Paar. Der zugesetzte Bock explorierte die Anlage, kam in die Nähe des brünftigen Weibchens und wurde hier offenbar geruchlich stimuliert. Er näherte sich dem Weibchen vollends und setzte zu genitalem Beriechen an. Da fuhr der grosse Bock von hinten auf ihn los, packte ihn blitzschnell mit einem Arm um den Hals, dem andern unter der Achsel durch um die Brust und riss ihn an und unter sich. Der kleinere verlor den Stand und hing ohne Abwehr und ohne Strampeln im doppelten Griff des grossen. Nach etwa 30 Sekunden schritt der Wärter ein. Sowie der grosse Bock den kleinen freigab, raffte dieser sich auf und flüchtete ans andere Ende der Anlage.

Der Angriff des grossen Bockes hat offenbar sofort zu ranglicher Entscheidung geführt. Die Statik der Szene war vermutlich eine Folge der völligen Passivität des Angegriffenen. Man darf annehmen, dass bei annähernder Ebenbürtigkeit der Rivalen in solcher Konkurrenzsituation dynamischere Kampfszenen vorkommen und der Rangentscheid sich nicht sofort einstellt.

2. *Spontane Kämpfe*

Zwischen Böcken derselben Zoo-Anlage bildet sich die Rangordnung normalerweise nicht erst im Kampf um Sexualprivilegien, sondern in den täglich mehrmals spontan auftretenden Kämpfen. Diese halten sich nach Motivation und Verlauf im Bereich zwischen Spiel- und Turnierkampf; d.h. sie sind ritualisierte Kommentkämpfe.

Derartige Kämpfe treten z.Zt. im Basler Zoo häufig auf zwischen zwei geschlechtsreifen jungen Böcken, dem dreijährigen A und dem etwas über zweijährigen B. A ist B in Grösse und Stärke überlegen. Der Kampf zeigt im allgemeinen folgende Phasen: A nähert sich auf allen Vieren B frontal bis auf etwa

50 cm von Kopf zu Kopf. Dann erhebt er sich auf Hinterfüsse und Schwanz. Das ist der Antrag zum Turnier. B erhebt sich zur selben Stellung und nimmt so den Antrag an. Beide haben damit Ausgangsstellung bezogen: Sie stehen auf dem distalen Drittel des Schwanzes und auf den Zehen; die Mittelfüsse sind mit den Fersen vom Boden leicht abgehoben; die Arme hängen, die bekrallten Finger sind gespreizt; die Köpfe mit zurückgelegten Ohren etwas nach unten gerichtet und zwar ausgeprägter beim grösseren A.

Nach einigen Sekunden beginnt eine Stoss- und Schlagphase: Die Gegner rücken näher aneinander und richten sich höher auf, indem sie die Fersen stärker heben und sich nur noch auf das Schwanzende stützen. Dann stösst jeder mit offenen Händen gegen Brust und Hals des andern und stellt sich phasenweise ganz auf den Schwanz und schlägt mit beiden Füssen gleichzeitig gegen Beine und Abdomen des Gegners. Den Handstössen wird durch Zurückbeugen von Hals und Kopf ausgewichen; die Schläge mit den Füssen werden durch Gegenschläge pariert.

Derartige Kampfphasen werden dadurch abgebrochen, dass sich ein Tier, meist B, auf die Fersen niederlässt und den Vorderkörper in annähernd waagrechte Haltung senkt. Darauf nimmt A meist dieselbe Haltung an, er kann aber auch in Antrags-Stellung verharren. Der Kampf wird erst wieder aufgenommen, wenn Antrag und Annahme wieder erfolgt sind. An diesem Turnierkampf manifestiert sich das Rangverhältnis folgendermassen:

Der Antrag geht meist von A aus. Während der Stoss- und Schlagphasen drängt A den B etwas zurück. B leitet meist die Pausen ein. In den Pausen kommt es oft zu einem bisher noch nicht erwähnten ranglich differenzierten Zeremoniell: B hüpft weg, A folgt ihm hüpfend; B hält auf allen Vieren still, und A reitet ohne Erektion auf. Darauf dreht sich B A zu und richtet sich auf, und es folgt eine neue Kampfphase. Nach 5—10 Minuten wird ein Turnier abgebrochen, und die Tiere wenden sich einzeln andern Tätigkeiten zu.

Schlussbemerkungen

Das Kampfverhalten der Männchen des Grauen Riesenkänguruhs führt zur Bildung einer Rangordnung und zur Selektion der dominanten Männchen für die Fortpflanzung. Es gehört somit zum Haupttypus 4 *b)* gemäss Einleitung.

Dieser Typus ist in Grundzügen auch bei einer grossen Zahl von Paarhufern zu finden, die in relativ offenem Gelände und in offenen Gesellschaften leben (z.B. Steinbock, Wildschafe, verschiedene Rinder-, Antilopen- und Hirscharten, Giraffe). Die Auffassung, dass die grossen Känguruharten eine Parallele in oekologischer Hinsicht zu den Huftieren im Bereich der Marsupialia darstellen, lässt sich auch auf den soziologischen Bereich erweitern.

LITERATUR

FRITH, H. J. and J. H. CALABY. 1969. *Kangaroos*. London and New York.
HEDIGER, H. 1958. *Verhalten der Beuteltiere*. Handb. Zool. 8, 10 (9); 1—28.
VESELOVSKY, Z. 1969. *Beitrag zur Kenntnis des Fortpflanzungsverhaltens der Känguruhs*. Zool. Garten, NF. B.37, 1/3; 93—107.

Anschrift der Verfasser: V. Germann-Meyer, cand. phil. Zoolog. Anstalt der Universität Basel, Rheinsprung 9, 4000 Basel.
Rudolf Schenkel, Prof. Dr., Zoolog. Anstalt der Universität Basel, Rheinsprung 9, 4000 Basel.

N° 60. **F. Römer**. —Flugtöne der Weibchen und Locktöne für Männchen von *Chironomus plumosus* L. beim Schwärmen.

(Mit 4 Textabbildungen und 2 Tabellen)

Zoologisches Institut der Universität Bern
Abteilung für Genetik und für Biologie der Wirbellosen.

Aus früheren Untersuchungen (RÖMER und ROSIN, 1969) geht hervor, dass die Weibchen von *Ch. plumosus* die Männchen beim Schwärmen sehr wahrscheinlich durch ihren Flugton zur Kopulation anlocken. Es hatte sich nämlich gezeigt, dass die attraktivsten Tonhöhen für die Männchen im Mittel fast mit den Flugtonhöhen der Weibchen übereinstimmen und dass für beide Tonhöhen die gleiche Temperaturabhängigkeit gilt. Dabei sind die Flugtöne der Weibchen an befestigten Tieren im Labor bestimmt worden. Eine Verbesserung der Methode durch die Aufnahme von Flugtönen frei schwärmender Mücken führte aber nicht zum erwarteten Nachweis der Uebereinstimmung der beiden Tonhöhen. Vielmehr ergab sich nun, dass der Flugton freifliegender Weibchen im Mittel etwa einen Ganztonschritt über der Tonhöhe mit maximal anziehender Wirkung auf die Männchen liegt (RÖMER, 1970). In der vorliegenden Arbeit soll diese Diskrepanz der beiden Tonhöhen überprüft werden. Dies erweist sich als notwendig, denn einerseits ist bei schwärmenden Weibchen die temperaturunabhängige Variabilität der Flugtonhöhen beträchtlich (RÖMER, 1970: S. 609 und Abb. 3 rechts), andererseits stellt sich die Frage, ob die Männchen wirklich nur von Tönen innerhalb eines relativ engen Frequenzbereiches angelockt werden, wie dies bisher, gestützt

auf frühere Versuche mit einem kleinen Männchenschwarm (Römer und Rosin, 1969: Abb. 2 a), angenommen worden ist. Um nachzuprüfen, wie weit sich die beiden Frequenzbereiche überschneiden, ist nun das Frequenzintervall mit Lockwirkung auf die schwärmenden Männchen mit der Lage und Streuung der Flugtonhöhen von Weibchen verglichen worden, die gleichzeitig im Schwarm vorhanden sind. Bisher standen zum Vergleich der beiden Tonhöhen bloss Durchschnittswerte aus einem Material zur Verfügung, das nicht ohne Einschränkung verglichen werden kann: Die Locktonversuche mit schwärmenden Männchen stammten nämlich von verschiedenen Tagen aus den Jahren 1967 und 1968 und die Flugtöne frei fliegender Mücken sind im Laufe der Schwarmsaison 1969 aufgenommen worden. Der unregelmässige Verlauf der mittleren Flugtonhöhen in Abhängigkeit von der Lufttemperatur (Römer, 1970: Abb. 3 a, 3 c und S. 609) und die relativ breite Streuung der attraktivsten Tonhöhe für die Männchen (Römer und Rosin, 1969: Abb. 2 b) lassen aber vermuten, dass ausser der Lufttemperatur noch andere variable Faktoren die beiden Tonhöhen beeinflussen könnten. Es stellt sich die Frage, ob die bisher nachgewiesene Nichtübereinstimmung der beiden Tonhöhen in einem einheitlichen Material dahinfällt oder ob beim Schwärmen wirklich eine Diskrepanz zwischen weiblichem Flugton und der Tonhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen besteht. Nach mehreren Versuchen im Frühjahr 1970 ist es schliesslich gelungen, das Schwärmen an einem besonders günstigen Tag (6.6.70) mit verschiedenen Methoden vom Anfang bis zum Ende durchgehend zu verfolgen und die Flugtöne der Weibchen mit den attraktivsten Locktönen für die Männchen gleichzeitig zu erfassen. Dieses bessere Verfahren ist schon früher postuliert worden. Es stellte sich damals die Frage, ob es mindestens zeitweise im Schwarm zu einer Anhäufung von jungen Weibchen komme, deren Flugton nachgewiesenermassen höher und damit von der attraktivsten Tonhöhe für die Männchen weiter entfernt liegt als der von älteren Weibchen (Römer, 1970: S. 610 f. und S. 614).

Aus diesen Gründen sind Weibchen zur Bestimmung der Alterszusammensetzung im Schwarm eingefangen worden und es wird untersucht, ob Männchen die älteren Weibchen bevorzugt zur Kopulation anfliegen.

Ausserdem wird anhand von Oszillogrammen gezeigt, dass sich Flugton und künstlicher Lockton im Klang unterscheiden und es wird dargelegt, warum der Tonklang für die Anlockung der Männchen keine Rolle spielt.

Herrn Prof. S. Rosin, Zoologisches Institut der Universität Bern, möchte ich für seine vielen Anregungen und für seine unentbehrliche Hilfe bei der statistischen Auswertung des Zahlenmaterials meinen besten Dank aussprechen. Der Leitung des Forschungslaboratoriums der Generaldirektion der PTT in Bern danke ich für die Ueberlassung des schalltoten Raumes, den Herren H. Kohler, G. Werner und A. Meier für die Ueberprüfung verschiedener Geräte und ihre Hilfe bei der Herstellung der Oszillogramme. Herrn Dr. A. Marek, Brown Boveri Research Center Dättwil bei Baden, danke ich für seine Fourier- Analyse.

Material und Methode

Die Lockwirkung verschiedener Tonhöhen auf die schwärmenden Männchen

Den über einer optischen Marke (Abb. 1 *a*) schwärmenden Männchen werden durch einen Lautsprecher im Aufprallpolyeder (Abb. 1 *b*) Serien von Locktönen vorgespielt, die je um 15 Hertz differieren und im Frequenzbereich von 90 Hz—345 Hz liegen. Die Tonfolgen werden in Form von alternierend aufsteigenden und fallenden Tonserien geboten. Ein Ton dauert 10 Sekunden und wird vom nächsten durch eine Pause von 5 Sekunden getrennt. Diese Zeitspannen genügen den Männchen, um bei Frequenzen mit Lockwirkung aus dem Schwarm über der optischen Marke zum Polyeder herunter zu fliegen, auf die Plastikfolie aufzuprallen und in der Pause wieder in den Schwarm zurückzukehren.

Weil die Aufprallhäufigkeit ebenfalls von der Lautstärke abhängig ist, sind die vom Tonbandgerät (Abb. 1*d*) wiedergegebenen Locktöne im schalltoten Raum unter Berücksichtigung der Resonnanzeigenschaften der Versuchsapparatur, insbesondere des Wiedergabelautsprechers, auf gleiche Lautstärken ausreguliert worden. Die Frequenz der Locktöne wurde mit einem Hewlett hp Packard Electronic Counter, USA, bestimmt.
Zur Ueberprüfung der Laufgeschwindigkeiten der drei benützten Tonbandgeräte wurde alle 10 Minuten, nach jeder zweiten Tonserie, ein ebenfalls vom Locktonband wiedergegebenes Stimmgabelsignal mit der Tonhöhe der angeschlagenen Stimmgabel verglichen.

Die über ein ebenfalls im Aufprallpolyeder eingebautes Mikrophon zusammen mit den abgespielten Locktönen auf Tonband festgehaltenen Aufprallgeräusche der einzelnen Männchen werden bei verlangsamter Bandgeschwindigkeit gezählt und als Mass für die Lockwirkung der betreffenden Tonhöhe auf die Männchen verwendet. Die morphologisch leicht unterscheidbaren Weibchen reagieren nicht auf Töne (Römer und Rosin, 1969: S. 737 und Römer, 1970: S. 606). Am 6.6.1970 schwärmten die Mücken während längerer Zeit. Insgesamt konnten an diesem Tag 60 Locktonserien zu fünf Minuten vorgespielt und ausgewertet werden (Tab. 1).

Flugtonaufnahmen

Zusätzlich zur früher beschriebenen Methode ist eine relativ kleine, horizontal und vertikal versetzbare optische Marke aus weissem Kunststoff verwendet worden, mit deren Hilfe der Schwarm zu dem bis 5 m über dem Boden entfernten Mikrophon gebracht werden kann (Abb. 1 *a* und *c*). So ist es gelungen, sehr viele, einzelne Flugtöne aufzunehmen. Auf diesem Tonband sind ausser einzelnen Flugtönen nahe am Mikrophon vorbeifliegender Mücken auch der Summton des ganzen Schwarms, sowie die leise vorgespielten Locktöne



ABB. 1.

Apparatur für die akustischen Untersuchungen an Schwärmen von *Ch. plumosus*. a) Optische Marke, über der sich jeweils der Schwarm bildet. b) Aufprallschirm mit eingebautem Lautsprecher, über den die Locktonserien vorgespielt werden. Ueber ein Mikrophon mit Kugelcharakteristik im Zentrum des Polyeders werden die durch heranfliegende Männchen verursachten Aufprallgeräusche auf Tonband aufgenommen. c) Transistor-Kondensator-Mikrophon für die Flugtonaufnahmen. d) Tonbandgerät zur Wiedergabe der Locktonserien. e) Tonbandgerät zur Aufnahme der Aufprallgeräusche. f) Tonbandgerät zur Flugtonaufnahme. g) Kopfhörer zu Kontrollzwecken. h) Die eingefangenen Mücken werden sofort in Alkohol fixiert. i) Thermo-Hygrograph. k) Luxmeter.

aus dem Lautsprecher festgehalten. Es werden nur die während der Locktonpausen aufgenommenen Einzelflugtöne ausgewertet, insgesamt über 4000 (Abb. 3 und Tab. 1).

Beim Schwärmen fliegen die Männchen ziemlich regelmässig, etwa einmal pro Sekunde seitlich oder schräg vorwärts hin und her. Bei bestimmten, vorgespielten Tonhöhen geht jedoch diese Flugform in eine Art Suchflug über, wobei die Männchen mit grösserer Fluggeschwindigkeit unter ständigem Richtungswechsel auf kleinem Raum vorwärts oder mehr kreisend fliegen. Ein kleiner Teil der Männchen stürzt sich zielgerichtet gegen den Lautsprecher; möglicherweise handelt es sich um diejenigen Tiere, welche beim Ertönen des Locktones zufällig in der Richtung mit zunehmender Lautstärke fliegen. Dieser Suchflug ist verbunden mit einer Erhöhung des Flugtones. Bei Locktönen, welche Aufprälle ergeben, erhöht sich der Summton des ganzen Männchenschwarms. Es ist leicht, diese Differenz in der Tonhöhe festzustellen, jedoch schwierig, einen bestimmten Frequenzwert als Schwarmtonhöhe zu definieren, weil der Summton des ganzen Schwarmes sich aus sehr vielen Einzeltönen zusammensetzt, deren Grundfrequenz aber beträchtlich variiert. Die mit dem Einsetzen eines wirksamen Locktones gut feststellbare Erhöhung des Schwarmsummtones zeigt aber, dass mehr Männchen auf bestimmte Tonhöhen reagieren, als dies durch Aufprälle zum Ausdruck kommt. Der Umstand, dass nur wenige Männchen zum Aufprallschirm herunterfliegen, ist aber insofern günstig, als der Schwarm in seiner Zusammensetzung trotz der vorgespielten Locktöne nicht wesentlich gestört wird.

Bei beträchtlicher Lautstärke ergeben Locktöne von 90 Hz—120 Hz, d. h. solche vom Bereich der unteren Oktave zum Frequenzintervall mit Lockwirkung, ebenfalls Aufprälle. Auch diese Tonhöhen bewirken dann eine Erhöhung des Summtones des ganzen Schwarms. Diese Beobachtungen sprechen dafür, dass die Männchen wie bei *Culiciden* (Keppler, 1958) die Töne über Resonnanzschwingungen ihrer Antennen wahrnehmen.

Die Reaktionsbreite des Einzeltieres ist mit dieser Methode schwer zu erfassen. Wenn viele Mücken schwärmen, ist die dauernde Beobachtung eines Einzeltieres nicht möglich. Nur bei zwei einzeln schwärmenden Männchen konnte deren Verhalten beim Vorspielen einer ganzen Locktonserie verfolgt werden; beide reagierten nur bei zwei um 15 Hertz auseinanderliegenden Tonhöhen mit dem charakteristischen Suchflug. Die individuelle Locktonbreite ist also möglicherweise sehr klein.

Vergleich von Lockton und Flugton im Oszillogramm

Zur Anlockung der schwärmenden Männchen sind diesen nicht auf Band aufgenommene Weibchenflugtöne vorgespielt worden, sondern solche von einem Tongenerator. Daher sollen die beiden Töne kurz miteinander verglichen werden. Beim künstlichen Lockton handelt es sich um eine einfache Sinusschwingung. Die von der fliegenden Mücke erzeugte periodische Luftschwingung zeigt dagegen einen komplizierteren Verlauf (Abb. 2). Der Klangunterschied der beiden Töne ist gut hörbar, doch können wir akustisch kaum Klangunterschiede der Flugtöne verschiedener Tiere wahrnehmen. Der Vergleich der Flugtonoszillogramme von je zwei Weibchen und zwei Männchen sowie verschiedene Aufnahmen vom

Zusammenstellung der Messwerte vom 6. Juni 1970

P) Versuchsperiode 1—15 zu je 20 Minuten (immer 4 Versuchsserien zusammengefasst).- $\bar{\nu}$ L) Tonhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen (Mittelwert).- d_1) Differenz zwischen $\bar{\nu}$ L und $\bar{\nu}$ ♀.- $\bar{\nu}$ ♀) Mittlere Flugtonhöhe der Weibchen.- d_2) Differenz zwischen $\bar{\nu}$ ♀ und ½ $\bar{\nu}$ ♂.- ½ $\bar{\nu}$ ♂) Die halbe Flugfrequenz der Männchen (Mittelwert).- L) Locktonversuche. Zahl der durch Männchen verursachten Aufprälle während 4 Versuchsserien.- F) Flugtonaufnahmen. Zahl der registrierten Einzelflugtöne von beiden Geschlechtern während der Tonpausen von 4 Locktonserien.- G) Mit einem Netzzug gefangene Tiere.- AS 1) Altersstufe 1 (junge Weibchen).- AS 2) Altersstufe 2 (alte Weibchen).

Zeit		Temp.	Frequenzen in Hz					Zahl registrierter Tiere					Anteil ♀		Alter der ♀		
MEZ	P	°C	$\bar{\nu}$ L	d_1	$\bar{\nu}$ ♀	d_2	½ $\bar{\nu}$ ♂	L N ♂	F N ♂	F N ♀	G N ♂	G N ♀	F %	G %	AS 2 N ♀	AS 1 N ♀	AS 1 %
15.37																	
	0	20.9						0	0	0							
15.57																	
	1	19.3	258				248	35	5	0							
16.17																	
	2	18.5	245	27	272	11	261	36	8	45			85				
16.37																	
	3	18.4	242	28	270	6	264	45	33	99	3	20	75	87	6	14	70
16.57																	
	4	17.9	250	23	273	8	265	12	25	262	6	27	91	82	6	21	78
17.17																	
	5	17.8	224	48	272	8	264	30	24	223	0	32	90	100	6	26	81
17.37																	
	6	17.7	249	19	268	-4	272	58	49	118	7	73	71	91	13	37	74
17.57																	
	7	17.4	238	30	268	3	265	39	51	172	3	106	77	97	9	41	82
18.17																	
	8	17.2	241	28	269	5	264	81	83	236	3	107	74	97	13	37	74
18.37																	
	9	16.9	234	33	267	5	262	345	147	224			60				
18.57																	
	10	16.4	233	29	262	3	259	1476	317	197	115	102	38	47	16	34	68
19.17																	
	11	16.4	240	18	258	3	255	2322	373	143	226	25	28	10	5	20	80
19.37																	
	12	15.9	234	17	251	1	250	1893	415	81	714	45	16	6	2	42	95
19.57																	
	13	15.8	240	10	250	-2	252	2085	346	23			6				
20.17																	
	14	15.8	248	-7	241	-12	253	1786	464	33	940	4	7	0	1	3	75
20.37																	
	15	15.5	232	15	247	2	245	246	84	59			41				
20.57																	
											3	26		90	6	14	70

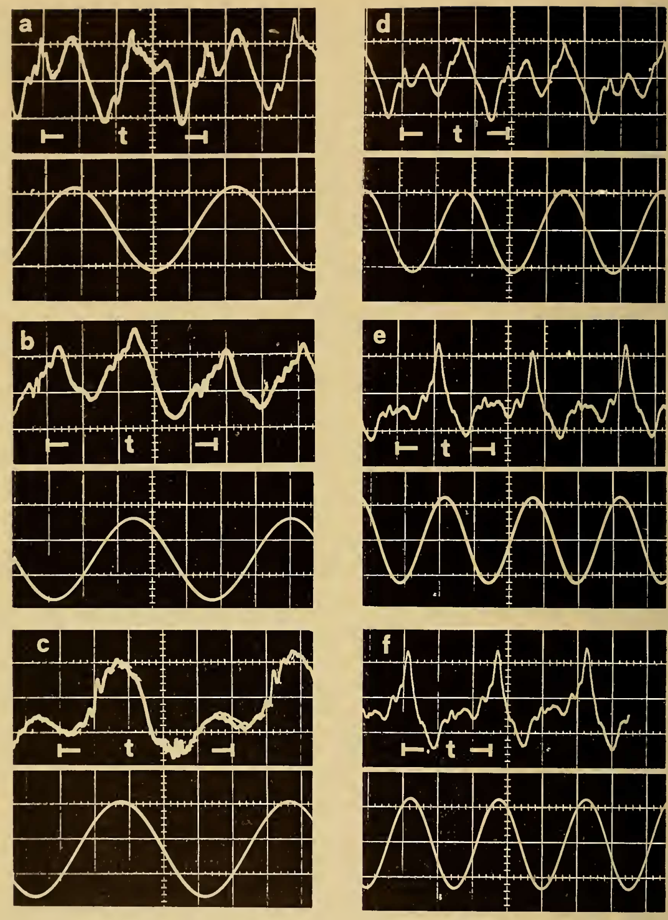


ABB. 2.

Oszillogramm der Flugtöne von zwei Weibchen und zwei Männchen. (Flugtonaufnahmen im Labor; Vergl. RÖMER, 1970, S.606 und Abb. 2.) t = Schwingungsperiode; eine Quadratseite horizontal des Rasternetzes entspricht einer Millisekunde).

a) ♀ No. 1. (222 Hz) d) ♂ No. 1. (345 Hz)
b) ♀ No. 2. (213 Hz) e) ♂ No. 2. (348 Hz)
c) ♀ No. 2. (200 Hz) f) ♂ No. 2. (400 Hz)

Unter jedem Flugton ist die sinusförmige (harmonische) Generatorschwingung gleicher Frequenz (Tonhöhe) dargestellt; solche Töne sind zur Anlockung der schwärmenden Männchen verwendet worden. Die Amplitude (Tonstärke) ist für alle Aufnahmen etwa gleich gross gewählt worden.

gleichen Tier lassen jedoch vermuten, dass die Klangfarbe nicht nur von Tier zu Tier, sondern auch ständig, mit der jeweiligen Flugform, variieren könnte. Der Flugton beider Geschlechter hat jedoch je eine charakteristische Grundfrequenz (Tonhöhe).

Ausser sinusförmigen Schwingungen sind zur Anlockung der Männchen versuchsweise auch rechteckige Schwingungen, Violintöne, Blockflötentöne und die menschliche Stimme verwendet worden, wobei sich gezeigt hat, dass die Grundfrequenz mit maximaler Lockwirkung gleich bleibt. Dies spricht dafür, dass die Klangfarbe, welche sich aus der Mischung des Grundtones mit der Zahl, Frequenz und Intensität ebenfalls vorhandener Obertöne ergibt, offenbar bedeutungslos ist.

Trotzdem ist die Tatsache merkwürdig, dass gemäss der durchgeführten Fourier-Analyse der Kurve Abbildung 3*a* die Intensität der zweiten harmonischen Schwingung bedeutend grösser ist als die Grundfrequenz. Diese Schwingung fällt in den Bereich der Flugtonhöhe schwärmender Männchen und könnte bei der Lockwirkung eine Bedeutung haben (Vergl. RÖMER, 1970: S. 607).

SCHWARMGRÖSSE UND GESCHLECHTERZUSAMMENSETZUNG

Es haben sich drei verschiedene Möglichkeiten ergeben, ein Mass für die während der Dämmerung optisch schwer fassbare Grösse des Schwarmes zu erhalten (Tab. 1):

1. Die Zahl der registrierten Flugtöne pro Aufnahmeperiode. Diese variiert mit der Schwarmgrösse, denn der grosse Schwarm ist dicht, der kleine Schwarm locker. Die Dichte erreicht aber bald eine obere Grenze (Vergl. RÖMER und ROSIN, 1969, Abb. 1). Man kann dann sogar zahlreiche Zusammenstösse beobachten. Eine weitere Zunahme der schwärmenden Mücken kann sich jetzt nur noch als Volumenzunahme des Schwarmes manifestieren und wirkt sich auf die Zahl der am Mikrophon vorbeifliegenden Mücken kaum mehr aus. Bei grossen Schwärmen fallen durch die registrierten Flugtöne die Zahlen relativ zu klein aus.

2. Ein besseres Bild über die Veränderungen der Schwarmgrösse ergeben die entsprechenden Aufprallhäufigkeiten. Mit dem Lockton kann ein wesentlich grösserer Teil des Schwarmes erfasst werden als mit dem Mikrophon für Flugtonaufnahmen (Vergl. Tab. 1: F/N♂ und L/N♂. Allerdings handelt es sich hier nur um die Männchen, weil die Weibchen nicht auf Töne reagieren. Der Anteil der Geschlechter lässt sich aber aufgrund der Flugtonaufnahmen ermitteln, da die Flugtöne von Männchen und Weibchen etwa eine Oktave auseinanderliegen (Abb. 3; Tab. 1: $\bar{v}$♀ und ½$\bar{v}$♂; RÖMER, 1970: S. 607 ff und Abb. 3 rechts). Die Zahl der Weibchen, welche der Zahl der angelockten Männchen entspricht,

konnte somit aus dem prozentualen Weibchenanteil und der Aufprallzahl (Tab. 1: F% und L/N♂) berechnet werden.

3. Ausserdem sind alle 20—25 Minuten Netzfänge gemacht worden (Tab. 1: G), ausgenommen zu Beginn der Schwarmzeit, um das Schwärmen nicht zu beeinträchtigen. Die Zahl der mit einem Netzzug eingefangenen Mücken schwankt zwischen 20 und 1000, je nach Schwarmgrösse.

Das Alter der Weibchen

Das physiologische Alter der Weibchen (Tab. 1) ist anhand ihrer Eireifungsphase bestimmt und es sind wiederum zwei gut voneinander abgrenzbare Altersgruppen unterschieden worden (Fischer, 1969 und Römer, 1970: S. 610 f.).

Vergleich zwischen den Tonhöhen mit Lockwirkung auf die Männchen und den Flugtonhöhen der Weibchen

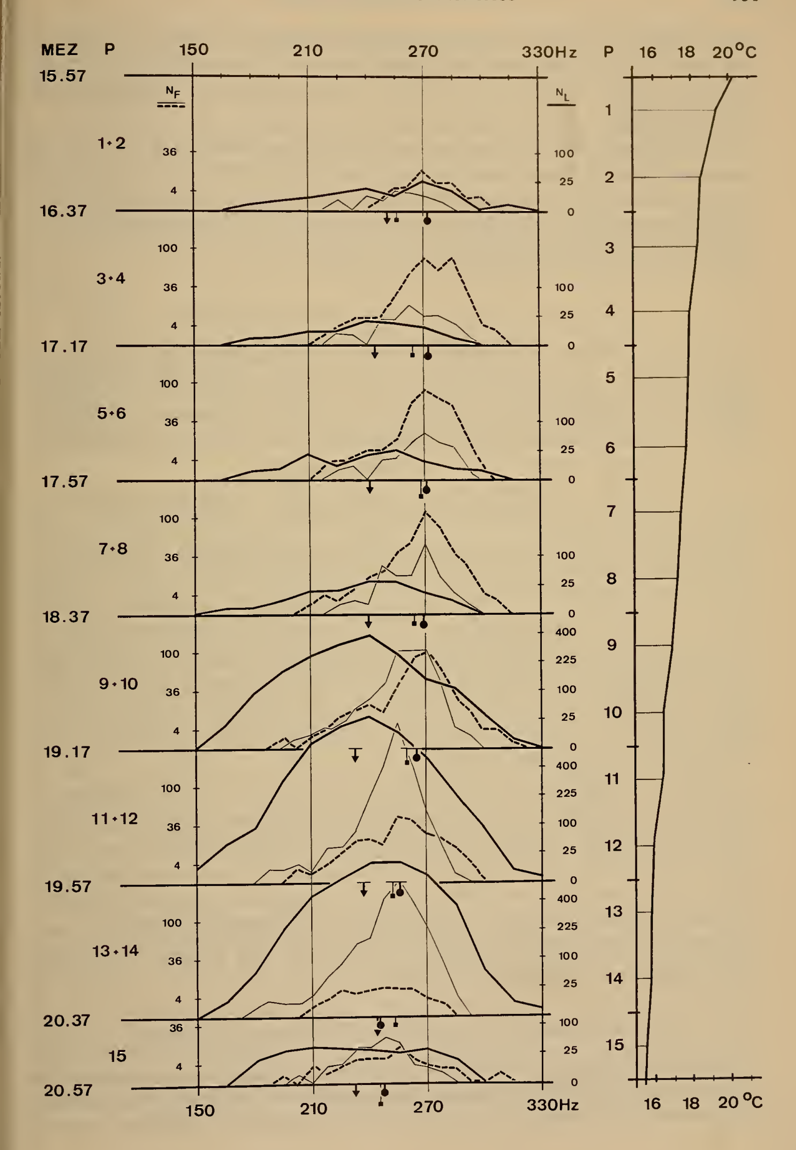
Abbildung 3 zeigt die Häufigkeit der durch schwärmende Männchen verursachten Aufprälle bei verschiedenen Locktonfrequenzen, sowie die Verteilung der Flugfrequenzen gleichzeitig schwärmender Weibchen. Der Uebersichtlichkeit wegen ist für die Ordinate ein die Kurven stark abflachender Abbildungsmassstab verwendet worden ($\frac{1}{2}\sqrt{N_F}$ und $3/10\sqrt{N_L}$). Um lärm- und windbedingte Störungen etwas auszugleichen, sind immer 8 aufeinanderfolgende Versuchsserien zusammengefasst worden. Ausserdem sind die entsprechenden Mittelwerte dargestellt.

Der Vergleich der erhaltenen Kurven und der entsprechenden Mittelwerte über die ganze, in 8 Aufnahmeperioden unterteilte Schwarmzeit zeigt, dass im Mittel die Männchen von etwas tieferen Tönen angelockt werden, als sie die Weibchen im Schwarm erzeugen. Diese schon früher festgestellte Diskrepanz (Römer, 1970: mittlere Diskrepanz 19 Hz) beträgt im Mittel 23 Hz und hat sich

---

Abb. 3.

Tonhöhen mit Lockwirkung auf die Männchen und die Flugtonhöhen beider Geschlechter währen des Schwärmens am 6. Juni 1970. Links:
Abszisse: Frequenz der Flugtöne bzw Locktöne in Hertz.- Ordinaten: MEZ) mitteleuropäische Zeit. P) Versuchsperiode 1—15; mit Ausnahme der letzten sind immer zwei Versuchsperioden (8 Versuchsserien zu 5 Minuten, zusammengefasst. N_F) Zahl der registrierten Weibchen- bzw Männchenflugtöne. N_L) Aufprallhäufigkeit.- Gestrichelte, dicke Kurve: Häufigkeitsverteilung der Flugfrequenzen der Weibchen (Stufen von 7,5 Hz).- Hängender Kreis: Mittlere, weibliche Flugfrequenz.- Ausgezogene, dünne Kurve: Häufigkeitsverteilung der halben Flugfrequenzen der Männchen.- Hängendes Viereck: Mittlere, halbe Flugfrequenz der Männchen.- Ausgezogene, dicke Kurve: Zahl der aufprallenden Männchen bei den verschiedenen Locktonfrequenzen (Stufen von 15 Hz).- Hängendes Dreieck: Mittlere Tonhöhe mit Lockwirkung. Rechts:
Die Lufttemperatur im Verlaufe der Schwarmzeit (Mittel von vier Messungen pro Versuchsperiode).


MEZ
P
150
210
270
330Hz
P
16
18
20 °C
15.57
16.37
17.17
17.57
18.37
19.17
19.57
20.37
20.57
N_F
N_L
1+2
3+4
5+6
7+8
9+10
11+12
13+14
15
36
4
100
25
0
400
225
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15

somit bestätigt. Zu beachten ist aber, dass die Differenz zwischen den beiden Tonhöhen im Verlaufe der Schwarmzeit deutlich kleiner wird (Tab. 1 und Abb. 4: d_1). Diese Abnahme ist mit $P < 5\%$ schwach gesichert (Spaermannscher Korrelationstest).

Die Differenz ist für die ersten zwei Drittel der Schwarmzeit (P 2—P 10) mit durchschnittlich 29 Hertz beachtlich. Im letzten Drittel (P 11—P 15) beträgt sie durchschnittlich nur 11 Hertz. Es stellt sich nun die Frage, ob die Abnahme der Diskrepanz im Laufe des Abends im Zusammenhang mit der Schwarmgrösse und mit dem Geschlechterverhältnis im Schwarm steht.

Schwarmgrösse und Schwarmzusammensetzung

Am 6. Juni 1970 ist es gelungen, einen grossen Schwarm vom Beginn des Schwärmens an während über 5 Stunden bis zum Verschwinden der letzten Tiere mit den verschiedenen Methoden ohne besondere Störungen zu verfolgen. Das Zu- und Abnehmen der Schwarmgrösse und die Anteile der Geschlechter sollen nun erörtert werden (Tab. 1 und Abb. 3 und 4):

Am späteren Nachmittag und bis gegen Abend besteht der relativ kleine Schwarm vor allem aus Weibchen (Abb. 4 und Tab. 1: 16.17-18.37; P 2—P 8). Mit dem Einbruch der Dämmerung wächst ein Abendschwarm bis zur mehr als zehnfachen Grösse des Nachmittagsschwarms heran. Dabei verschiebt sich das Geschlechterverhältnis rasch zu Gunsten der Männchen, sodass schon zur Zeit der Maximalgrösse um 19.30 Uhr die Männchen mindestens 2—3 mal häufiger sind als die Weibchen. Währenddem die Zahl der Männchen bis zum Einbruch der Dunkelheit noch eine Stunde etwa gleich bleibt, geht die Zahl der Weibchen schnell auf die Grösse des Nachmittagsschwarmes zurück, sodass während der zweiten Hälfte des Abendschwärmens der Schwarm fast ausschliesslich aus Männchen besteht.

Es ist nun auffällig, dass die im vorigen Abschnitt geschilderte Diskrepanz zwischen der Tonhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen und der Flugtonhöhe der Weibchen gerade in der zweiten Hälfte des Abendschwarmes, also beim starken Ueberwiegen der Männchen, am kleinsten wird. Die Diskrepanz dieser Töne und das Geschlechterverhältnis im Schwarm zeigen denn auch eine gesicherte Korrelation (Spaermannscher Korrelationstest: Korrelation zwischen d_1 und %♀F; $P < 5\%$. Korrelation zwischen d_1 und %♀G gut gesichert; $P < 1\%$). Diese Beziehung soll später diskutiert werden.

Vergleich der Flugtonhöhen von Weibchen und Männchen

Die Flugtonaufnahmen während der Locktonpausen ergaben am 6.6.70 neben 1915 Flugtönen 2424 auswertbare Flugtöne von Männchen. Die Geschlechtszuordnung bietet keinerlei Schwierigkeiten, da die Tonhöhen klar getrennte Verteilungen ergeben.

Um die Flugtonhöhen beider Geschlechter besser miteinander vergleichen zu können, ist in Abbildung 3 die *halbe* Frequenz, also die untere Oktave des Männchenflugtons dargestellt.

Währenddem die Mittelwerte der Weibchenflugtöne (Abb. 3: Kreise) mit fortschreitender Zeit wohl hauptsächlich durch die fallende Temperatur bedingt erwartungsgemäss fast kontinuierlich sinken (Vergl. RÖMER, 1970: Abb. 3 links und S. 609), steigt die Flugtonhöhe der Männchen (Abb. 3: Vierecke) im kleinen Vorschwarm zunächst an und fällt erst im Hauptschwarm parallel zum weiblichen Flugton ab.

Mit Ausnahme der Anfangsperiode liegen die Flugtöne der Männchen auffallend nahe bei der Oktave der Flugtöne der Weibchen, meistens wenig darunter (Tab. 1: d_2; $\bar{\nu}$ ♀ $\sim$ 1,9 $\bar{\nu}$ ♂), was mit früheren Befunden genau übereinstimmt. Nur gegen Ende des Schwärmens, wo der Schwarm hauptsächlich aus Männchen besteht, ist ihr Flugton relativ erhöht.

Dieser Verlauf der Flugtöne bei den Männchen spricht dafür, dass ausser der Temperatur noch andere Faktoren deren Flugtonhöhe beeinflussen. Beispielsweise könnte eine zunehmende Erregung oder Paarungsbereitschaft eine Erhöhung ihrer Flugfrequenz zur Folge haben. Die im Abschnitt „Flugtonaufnahmen" erwähnte Beobachtung, dass sich der Flugton der Männchen erhöht, wenn Töne im Frequenzbereich der weiblichen Flugtöne vorgespielt werden, zeigt in dieser Richtung.

DIE BEVORZUGUNG DER ÄLTEREN WEIBCHEN BEI DER PAARUNG

Während der ganzen Schwarmzeit sind etwa 3/4 der Weibchen junge Tiere (Tab. 1: %AS 1). Die Alterszusammensetzung der Weibchen bleibt von 16.37 bis 21.17 etwa gleich (Homogenitätstest: P = 38%).

Um zu prüfen, ob ältere Weibchen bei der Kopulation bevorzugt werden, sind am 26.8.70 während der ganzen Schwarmzeit innerhalb von 8 Fangperioden abwechslungsweise freifliegende und gepaarte Weibchen eingefangen worden (Tab. 2). Als Kriterium für die Paarung galt der gestreckte Paarungsflug mit zusammenhängenden Abdomenenden, wobei allerdings nicht nachgeprüft worden ist, ob Spermien übertragen worden sind oder ob es sich um eine unvollständige Kopulation handelte. Auch an diesem Tag haben wie am 6.6.70 zum grösseren Teil junge Weibchen geschwärmt. Die Männchen paaren sich mit beiden Altersstufen, doch werden die älteren Weibchen deutlich bevorzugt (P = 0,3%).

In diesem Zusammenhang ist hervorzuheben, dass viele Scheinkopulationen vorkommen. Meistens fliegen nämlich beide Geschlechter auch nach gestrecktem Paarungsflug wieder in den Schwarm zurück und die Weibchen sind unbefruchtet. Von 69 nach der Paarung eingefangenen Weibchen haben nur 5 befruchteten Laich abgelegt und von 31 nach dem Kopulationsflug eingefangenen und sezierten Weibchen hatte kein einziges Spermien in den Receptacula. Elf davon gehörten zur Altersstufe 2, die restlichen 2o zur Altersstufe 1. Viel seltener können Weibchen beobachtet werden, welche nach der Kopulation in gerader Richtung vom Schwarm wegfliegen. Vermutlich handelt es sich um solche, die erfolgreich kopuliert haben. Bis jetzt ist es aber nicht gelungen, solche Tiere zur weiteren Untersuchung einzufangen.

Tabelle 2

Eireifungsphasen von Weibchen aus dem Schwarm (26. August 1970)
AS 1) Altersstufe 1 (junge Weibchen.- AS 2) Altersstufe 2 (alte Weibchen).

Fangperiode	*Kopulierende Weibchen*		*Freifliegende Weibchen*	
	AS 1	AS 2	AS 1	AS 2
1	6	2	8	0
2	6	2	7	1
3	6	2	8	0
4	4	3	5	2
5	8	0	8	0
6	7	1	8	0
7	3	4	7	0
8	6	2	7	1
Total	46	16	58	4

Beim Schwärmen kommen ausserdem viele Kopulationsversuche vor, wobei die beiden Geschlechter nicht bis zum gestreckten Paarungsflug kommen. Ausserhalb des Schwarmes verlieren die Männchen die Weibchen öfters. Ausser vom 26.8.70 ist auch Material von 9 früheren Tagen geprüft worden. Es handelt sich dabei um solche Weibchen, die eingefangen worden sind, währenddem sie von einem Männchen verfolgt wurden ohne dass die Paarung abgewartet worden ist:

	AS 1	AS 2
Von Männchen verfolgte Weibchen	88	54
Freifliegende Weibchen	117	25

Die Bevorzugung der älteren Weibchen ist hier hoch gesichert (P=0.01 %).

Diskussion

Nach Syrjämäki (1966) bestehen Chironomidenschwärme meistens aus Männchen. Die vorliegenden Beobachtungen zeigen aber, dass bei *Chironomus plumosus* der Schwarm gemischt ist. Zeitweise bilden sich Schwärme, die zum grösseren Teil oder sogar ausschliesslich aus Weibchen bestehen. Bei den schwärmenden Weibchen handelt es sich in allen 64 geprüften Fällen um unbefruchtete Tiere. Es kann deshalb angenommen werden, dass die Weibchen von *Ch. plumosus* wie bei der *Chironomide Spaniotoma minima* (Gipson, 1942) nach erfolgreicher Kopulation aus dem Schwarm wegfliegen. Weibchen können aber längere Zeit schwärmen, ohne dass Männchen sich mit ihnen paaren. Daraus kann geschlossen werden, dass eine erfolgreiche Kopulation durch irgendwelche Umstände oder Faktoren nicht zustande kommen kann oder erschwert wird. Folgende Befunde sprechen für diese Annahme und können zur Erklärung des zeitweise hohen Weibchenanteils beitragen:

1. Die Weibchen schwärmen über gleichen optischen Marken wie die Männchen, jedoch oft schon etwas früher als diese (Siehe auch RÖMER und ROSIN, 1969: S. 737 und RÖMER, 1970: Abb. 1 und S. 613). In der Anfangsphase gibt es also durch Mangel an Männchen wenig Kopulationen.

2. Im gemischten Schwarm besteht eine grosse Variabilität einerseits der Flugtonhöhen der Weibchen andererseits der Tonhöhen mit Lockwirkung auf die Männchen. Nach den bisherigen Befunden fliegen die einzelnen Weibchen mit gleichmässiger Flugtonhöhe (RÖMER und ROSIN, 1969: S. 737 und RÖMER, 1970: S. 607) und die einzelnen Männchen reagieren wahrscheinlich nur auf ein schmales Frequenzintervall. Weil wegen des relativ leisen Flugtons einzelner Tiere nur sehr nahe beim Männchen vorüberfliegende Weibchen von diesen wahrgenommen werden können, ist die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens passender Paare bei grosser Streuung zwischen den Tieren klein.

3. Die Verschiebung zwischen der mittleren Flugtonhöhe der Weibchen und der mittleren Tonhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen bewirkt eine zusätzliche Reduktion dieser Wahrscheinlichkeit. Die Ursache dieser Diskrepanz könnte bei der Alterszusammensetzung der Weibchen liegen: Die älteren Weibchen fliegen etwas tiefer als die jüngeren; ihr Flugton liegt näher beim Lockton für die Männchen und sie werden denn auch bevorzugt von den Männchen zur Kopulation angeflogen. Wenn nun wie am 6.6.70 zum grösseren Teil junge Weibchen schwärmen, muss der mittlere Flugton der Weibchen über der mittleren Tonhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen liegen.

Der an diesem Tag beobachtete hohe Anteil junger Weibchen kann durch eine Selektion bedingt sein; denn die Kopulation mit älteren Weibchen könnte häufiger erfolgreich verlaufen, worauf diese aus dem Schwarm wegfliegen. Für eine Paarungsselektion nach Alter spricht auch der relativ hohe Anteil älterer Weibchen zu Beginn des Schwärmens in Fällen, wo zuerst überhaupt noch keine Männchen vorhanden waren. Von 81 zuerst beim Schwarmplatz eintreffenden Weibchen erwiesen sich 39 als junge Tiere (RÖMER, 1970: Abb. 4).

Die Beobachtung vieler unvollständiger Kopulationen mit Weibchen beider Altersstufen lässt aber vermuten, dass mit der groben Einstufung der Weibchen in nur zwei Altersstufen die Voraussetzungen für eine erfolgreiche Paarung erst teilweise erfasst wurden.

Anhand der Färbung kann festgestellt werden, dass sehr junge Männchen auch schon schwärmen. Daher ist es auch möglich, dass ein Teil der Männchen für eine erfolgreiche Kopulation noch nicht bereit ist, aber trotzdem Kopulationsversuche macht. Für diese Annahme sprechen die Erfahrungen von FISCHER (1970, persönliche Mitteilung) mit der nahe verwandten Art *Ch. nuditarsis:* Künstlich eingeleitete Kopulationen verlaufen erfolgreicher, wenn Männchen dazu verwendet werden, die nicht ganz jung sind.

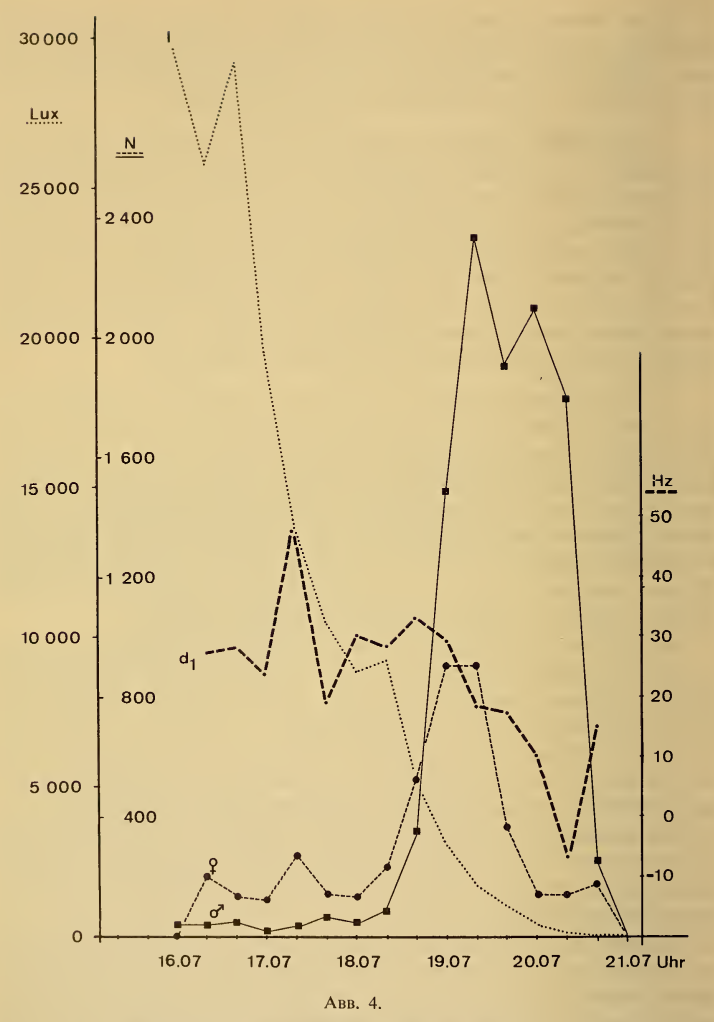


Abb. 4.

Grösse und Zusammensetzung des Schwarmes vom 6. Juni 1970. Ausgezogene, dünne Linie: Zahl der durch Anlockung erfassten Männchen.- Gestrichelte, dünne Linie: Aus dem Geschlechtsverhältnis berechnete, entsprechende Zahl der Weibchen.- Gestrichelte, dicke Linie (d_1): Differenz zwischen $\bar{\nu}$ L und $\bar{\nu}$♀ (Tab. 1) in Hertz.- Punktierte, dünne Linie (l): Lichtintensität (Mittel von 4 Messungen) in Lux.

4. Die Verschiebung der Geschlechterzusammensetzung zu Gunsten der Männchen führt im weiteren dazu, dass das Frequenzintervall der weiblichen Flugtöne vom Intervall der Töne mit Lockwirkung auf die Männchen ganz überdeckt wird, währenddem zu Beginn des Schwärmens die beiden Tonbereiche sich nur teilweise überschneiden (Abb. 3 links). Dadurch könnte die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens passender Paare grösser werden.

5. Die Diskrepanz zwischen der Tonhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen und den Flugtonhöhen der Weibchen nimmt mit fortschreitender Schwarmzeit ab. Die Tatsache, dass zur Zeit der grössten Diskrepanz der Weibchenanteil am grössten ist und zur Zeit der kleinsten Diskrepanz am kleinsten, spricht dafür, dass die Paarung umso mehr beeinträchtigt wird, je grösser diese Diskrepanz ist.

Warum die Diskrepanz mit der Zeit kleiner wird, ist noch unbekannt. Die Männchen reagieren mit fortschreitender Schwarmzeit auf relativ höhere Töne; die relative Luftfeuchtigkeit, welche gegen Abend bei abnehmender Lufttemperatur zunimmt, könnte sich einerseits auf die Resonnanzfrequenz der männlichen Antennen erhöhend und andererseits auf die Flugtonhöhe absenkend auswirken. Jedenfalls nimmt die Flugfrequenz der Weibchen im Verlaufe des Abends vom 6.6.70 stärker ab, als es dem Temperaturabfall entspricht (Vergl. Römer, 1970: Abb. 3 links). Dass ein Frequenzabfall bei den Weibchen auch auf eine „Ermüdung" der kurzlebigen Imagines oder auf eine Aenderung der Flugfigur im dichten, hauptsächlich aus Männchen bestehenden Schwarm zurückgeführt werden könnte, kommt hinzu.

Diese Untersuchung hat ergeben, dass bei *Chironomus plumosus* im Verlaufe des Schwärmens die Voraussetzungen für eine erfolgreiche Kopulation offenbar nicht immer gleich günstig sind. Das Schwärmen ist ein kompliziertes Paarungsverhalten, welches von einer ganzen Reihe z.T. noch unbekannter Faktoren beeinflusst wird.

Zusammenfassung

1. Das Schwärmen von *Chironomus plumosus* im Freien ist vorwiegend mit akustischen Methoden an einem besonders günstigen Frühsommertag untersucht worden.

2. Am Nachmittag ist der Schwarm klein und besteht vor allem aus Weibchen. Mit zunehmender Dunkelheit wächst der Schwarm zu seiner maximalen Grösse heran und besteht dann vor allem aus Männchen.

3. Die Flugtonhöhe der Weibchen liegt im Mittel etwa einen Ganztonschritt (23 Hz) über der mittleren Tonhöhe, mit welcher gleichzeitig schwärmende Männchen angelockt werden können.

4. Bei den Weibchen im Schwarm handelt es sich zum grösseren Teil um junge, deren Flugton höher ist als bei älteren Weibchen.